Taxonomie du genre Lingula (Brachiopodes, Inarticulés)

par Christian C. Emig

Résumé. — Les grands traits de l'organisation du genre Lingula sont résumés en développant particulièrement les résultats des travaux récents. Tous les caractères taxonomiques sont discutés ; ceux retenus pour l'identification des espèces sont la disposition des muscles du corps et la morphologie des régions umbonales, ainsi que les caractères complémentaires suivants : la forme générale de la coquille ; la dominante de couleur des valves et du pédoncule ; la coloration palléale ; la forme des deux canaux principaux antérieurs du manteau. Pour la première fois, une diagnose est établie pour chaque espèce du genre Lingula (L. anatina, L. rostrum, L. reevei, L. translucida, L. parva, L. tumidula, L. adansi), avec mention des synonymies.

Abstract. — The main outlines of the organization of the genus Lingula are summarized especially on the recent results. All taxonomic characteristics are discussed; those retained for species identification are: disposition of the body muscles; morphology of the umbonal regions of either valve; as well as the following complementary features: general shape of the shell; dominant color of the valves and pedicle; pallial coloring; shape of the pair of principal anterior mantle canals on each body side. For the first time, a diagnosis is given on each species of the genus Lingula (L. anatina, L. rostrum, L. reevei, L. translucida, L. parva, L. tumidula, L. adamsi) with mention of synonymies.

C. C. Emig, Station Marine d'Endoume (LA/CNRS nº 41), rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille.

Introduction

L'essentiel de nos connaissances actuelles sur les lingules récentes porte sur l'anatomie et l'embryologie, dont les études remontent à la fin du siècle dernier. Pourtant, un regain d'intérêt s'est manifesté pour ce groupe zoologique depuis une trentaine d'années, mais on note une carence quant aux travaux sur l'écologie et sur la taxonomie. L'identification des espèces, faite empiriquement jusqu'à présent, n'a été envisagée sur la base de caractères taxonomiques bien définis que depuis ces toutes dernières années (cf. Emig. 1977c). Le but de notre étude est donc d'établir, et cela pour la première fois, les caractères taxonomiques à utiliser, et de fournir sur ces bases une diagnose pour chaque espèce du genre Lingula. Ce travail sera ensuite reconduit pour le genre Glottidia qui, avec le genre précédent, représente les seules formes actuelles de l'ordre des Lingulida. Il s'agit là d'une étape primordiale indispensable pour pouvoir reprendre et poursuivre les recherches sur ces genres.

I. GRANDS TRAITS DE L'ORGANISATION DES LINGULES

Le genre Lingula, caractérisé par sa faible diversité, n'a connu aucune évolution morphologique marquante depuis l'Ordovicien (environ 500 millions d'années). Selon Williams et Hurst (1977), le seul changement important concerne l'atrophie des pseudointerareas. L'essentiel des études anatomiques sur les lingules a été publié sous forme de monographies à la fin du siècle dernier et a été résumé brièvement dans le Traité de Zoologie (Grassé, 1960); aussi nous limiterons-nous ci-dessous à reprendre les grands traits de l'organisation du genre Lingula en les complétant par les résultats des travaux récents.

1. Écologie

Les lingules sont des fouisseurs suspensivores vivant dans des terriers en général implantés verticalement (fig. 1a): la partic supérieure (environ les deux tiers de la longueur) a une section aplatie dans laquelle coulisse la coquille et le tiers inférieur subcylindrique, occupé par le seul pédonculc. La longueur du terrier peut atteindre environ dix fois la longueur de la coquille.

Les travaux récents (Emig et al., 1978; Plaziat et al., 1978; Emig, 1981a, 1981b, 1982a) ont infirmé les concepts traditionnellement véhiculés sur les lingules. Celles-ci sont euryhalines (42 à $18^{\circ}/_{00}$, parfois jusqu'à $15^{\circ}/_{00}$), bien que généralement inféodécs à des milieux à salinités normales; mais elles possèdent des adaptations leur permettant de vivre dans des milieux qui peuvent être soumis à des variations de salinité (réponse aux stress osmotiques: Hammen et Lum, 1977) ou d'oxygène (présence d'hémérythrine: Manwell, 1960). Le substrat le plus favorable est un sédiment sableux infralittoral (Emig. 1981a), mais leur bathymétrie s'étend depuis la zone intertidale jusque vers 160 m (Plaziat et al., 1978). Le sédiment préférentiel est un sable fin dont la limite des particules sc situc entre 60 et 200 µm: en dessous de 60 µm, les particules fines peuvent provoquer le colmatage de la cavité palléale et, dans des eaux peu profondes, l'effet de l'hydrodynamisme mettant les particules supérieures à 200 µm en saltation semble un facteur limitant. La limite inférieure pour la température se situe en général entre 18 et 12°C, encore que Leroy (1936) signale la présence de lingules dans des eaux très froides. Les lingules ne peuvent généralement résister que quelques jours à des conditions de milieu défavorables (Emic, 1980, 1981a).

2. Distribution géographique

Le genre Lingula est largement représenté dans les zones tropicales et subtropicales de l'océan Indien et de l'ouest de l'océan Pacifique. En revanche, il est totalement absent sur le continent américain où il est remplacé par le genre voisin Glottidia. La répartition des espèces de lingules est donnée sur les figures 2 et 3, en tenant compte des synonymies établies dans le présent travail. La localité-type de chaque espèce est en caractère gras.

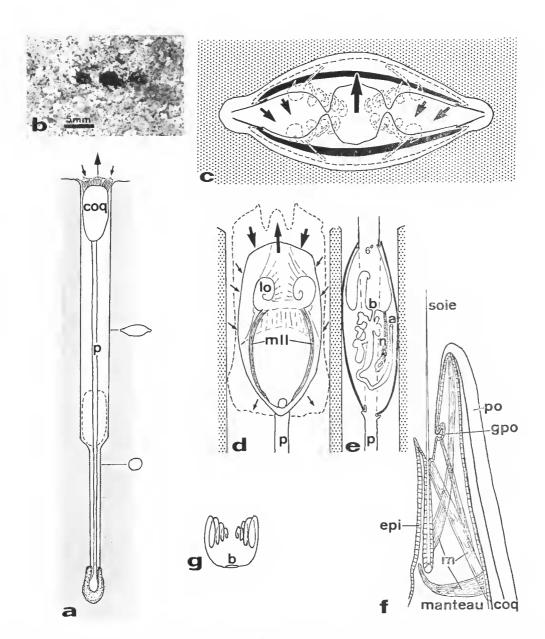


Fig. 1.— a, Coupe verticale d'un terrier de lingule, représentée en position normale (trait plein) et rétraetée au fond du terrier (trait en pointillé); la section des deux parties du terrier est indiquée (d'après Emig, 1981b); b, Lingula reevei en position normale, in situ, montrant les trois ouvertures caractéristiques; c, eoupes transversales d'une lingule dans son terrier : en trait plein, au niveau des crêtes du manteau formant les trois ouvertures caractéristiques (les flèches indiquent le sens des courants); en trait en pointillé, au niveau du lophophore (d'après Emig, 1982a); d, coupe longitudinale (faee) d'une lingule dans son terrier en position normale : en trait en pointillé, le contour de la elliation du manteau; les flèches indiquent le sens des courants; e, coupe longitudinale (profil) d'une lingule en position normale; f, coupe du bord du manteau (d'après Blockmann, 1900, modifié); g, schéma de l'enroulement spirolophe du lophophore.

a, anus ; b, bouche ; coq, coquille ; cpi, épidermc ; gpo, gouttière périostracal ; lo, lophophore ; m, musculature de la soie ; mll, muscle latéral longitudinal ; n, néphridic ; p, pédonculc ; po, périostracum.

Lingula anatina (fig. 2) : 1, Sénégal (Еміс, 1977b) ; 2, Mer Rouge (stades larvaires : Aswortii, 1915); 3, Zanzibar (Соорев, 1973); 4, Tuléar (Еміс, 1977а); 5, Durban, Delagoa Bay (Jackson, 1952; Chuang, 1961a); 6, Goa (Leloup, 1933; Emig): 7, Ceylan (Sowerby, 1930; Jackson, 1952); 8, Oeéan Indien (stades larvaires : Аянwоктн, 1915); 9, Andaman (Аянwоктн, 1915); 10, Côte de Burma, Hinzé Bay (Sewell, 1912); 11, Pueket (Ashworth, 1915; Frith et al., 1976; Еміє); Trang (Еміє); 12, Sumatra (Leloup, 1933; Еміє); 13, Singapour (Спиліс, 1959b, 1962; PAINE, 1970; EMIG, 1977a, EMIG); Changi (EMIG); 14, Bandon (EMIG); 15, Chonburi (Storch et Welsch, 1972); 16, Cambodge (Leloup, 1933); 17, Haïphong (Leloup, 1933); Indoehine (Emig); 18, Shantung (Hatai, 1940); 19, Golfe de Chilhi (Dall, 1921; Emig); Moupinn (Leroy, 1936); 20, Pei-tai-ha (Emic); 21, Kinchau (Leroy, 1936); 22, Hsia-Chia Ho Tze (Leroy, 1936); 23, Mutzu Bay (Науазака, 1931; Натаі, 1940); 24, Migaka Bay (Натаі, 1940); Ona-gawa Bay (Науазака, 1938); 25, Misaki (Yatsu, 1902); Tokyo (Pilsbry, 1895); Yeddo Bay (Dall, 1921; Emig); 26, Akashi, Seto Uti (Adams, 1863; Hatai, 1940; Emig); 27, Golfe de Shimabawa (Morse, 1902; Dall, 1921; Emig); Yanagawa (Emig); Hiyakukanseki, Higo (Emig); 28, Ariake (Ishikawa, 1977); 29, Mailiao (Dörjes, 1978); 30, Philippines (Davidson, 1880, 1886, 1888; DALL, 1921; EMIG); 31, Zamboanga (DAVIDSON, 1880; SEMPER, 1862); 32, BOFNÉO (JACKSON et Stiasny, 1937); 33, Amboine (Linné, 1758; Davidson, 1880; Dall, 1921); 34, Timor (Davidson, 1880); 35, Dampier Archipel (Emig); 36, Cardwell (Emig, 1979); Yule, Kurrimine (Kenchington et Hammond, 1978; Hammond et Kenchington, 1978); 37, Lucinda, Townsville (Kenchington et Hammond, 1978; Hammond et Kenchington, 1978); 38, Proserpine (Emig, 1979); 39, Port Curtis (Emig, 1979); 40, Burnett Heads (Emig, 1979); 41, Moreton Bay (David-SON, 1888; PAINE, 1970; HAMMOND et KENCHINGTON, 1978; EMIG, 1979); Southport (EMIG, 1979); 42, Nouméa (François, 1891; Emig et al., 1978; Emig); 43, lle Loyauté (Leloup, 1933); 44, Fidji (Davidson, 1880; Dall, 1921; Emig); ? golfe d'Oman (Muir-Wood, 1959).

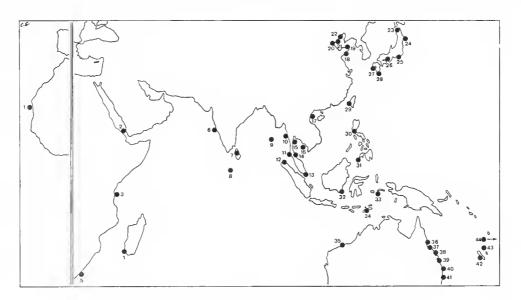


Fig. 2. — Répartition géographique de Lingula anatina.

Lingula parea (fig. 3A): 1, Côte d'Ivoire (Gomez, 1975; Emig et Le Lœuff, 1976; Emig); 2, **Dahomey** (Smith, 1871); 3, Delta du Niger (Chuang, 1961b); 4, Sierra Leone (Longhurst, 1957, 1958).

Lingula translucida (fig. 3B) : 1, Karachi (Dall, 1921; Emig, 1982b; Emig); 2, Porto-Novo (Ramamoorthi et al., 1973; Emig, 1982b; Emig).

Lingula adamsi (fig. 3C, a): 2, Akasi (Dall, 1921; Hatai, 1940); 3, Kiyakukanseki (Dall, 1921; Hatai, 1940); 4, Simbara (Dall, 1921; Hatai, 1940; Emig); 5, Tsaulian (Adams, 1863); 6, Pei-tai-Ho (Emig); 7, Golfe de Chilhi (Emig et Hammond, 1981); 8, Shantung (Hatai, 1937, 1940; Emig); 9, Foochow (Emig et Hammond, 1981; Emig); 10, Formose (Adams, 1863; Davidson, 1888; Emig); 13, Broome (Emig et Hammond, 1981; Emig); 14, Péninsule Cobourg (Emig et Hammond, 1981); 15, Golfe de Carpentaria (Emig et Hammond, 1981); 16, Torres Strait (Emig et Hammond, 1981); 17, Bowen (Emig, 1979; Emig et Hammond, 1981); 18, Yeppoon (Emig, 1979; Emig et Hammond, 1981); 19, Moreton Bay (Emig, 1979; Emig et Hammond, 1981); 20, Nuigini (Emig et Hammond, 1981).

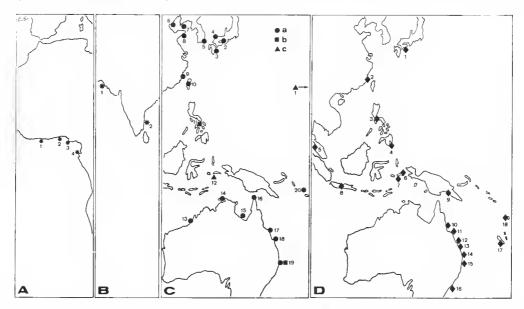


Fig. 3. — Répartition géographique des autres espèces de Lingula : A, L. parva ; B, L. translucida ; C, L. adamsi (a), L. tumidula (b), D, L. reevei (c) ; L. rostrum.

Lingula tumidula (fig. 3C, b): 11, Philippines (Reeve, 1841a, b; Emig et Hammond, 1981; Emig); 19, Moreton Bay (Reeve, 1841a, b, 1859; Johnston et Hirschfeld, 1920; Emig et Hammond, 1981; Emig).

Lingula reevei (fig. 3C, e) : 1, Hawaii (Reeve, 1841b; Davidson, 1880, 1888; Paine, 1970; Emig, 1978; Emig); 12, Amboine (Cals et Emig, 1979).

Lingula rostrum (fig. 3D): 1, Onma, Kakuna, Ozi (Yokoyama, 1927); Ozi, Takomati, Enoshima (Emig); 2, Chefoo (Cals et Emig, 1979; Emig); 3, Manille, Luzon (Shaw, 1798; Cals et Emig, 1979; Emig); 4, Davao (Emig); 5, Pulo-Pinang (Cals et Emig, 1979); 6, Ceram (Cals et Emig, 1979; Emig); 7, Amboine (Shaw, 1798; Dall, 1921; Hatai, 1940; Cals et Emig, 1979); 8, Java (Cals et Emig, 1979); 9, Nouvelle-Guinée: Fyfe Bay (Cals et Emig, 1979; Emig); 10, Dunk Island (Emig, 1979); 11, Gloucester (Emig); 12, Yeppoon (Emig); 13, Port-Curtis (Johnston et Hirschfeld, 1920); 14, Burnett Heads (Johnston et Hirschfeld, 1920; Emig, 1979); 15, Moreton Bay (Davidson, 1888; Emig, 1979); 16, Port Denison (Emig, 1979), Sydney, Port Jackson (Johnston et Hirschfeld, 1920); 17, Nouvelle-Calédonie (Johnston et Hirschfeld, 1920; Emig); 18, Nouvelles-Hébrides (Cals et Emig, 1979).

3. Anatomie des lingules

a - Coquille

La coquille des lingules a deux valves presque semblables, inartieulées, seulement maintenues par des museles : une valve ventrale (appelée aussi valve pédonculaire) et une valve dorsale (ou valve brachiale) ; ees valves ne se distinguent que par la morphologie des régions umbonales (disposition gastrothyride : scule, la valve ventrale possède un sillon pédonculaire) et la présence d'un petit renflement sur la valve dorsale au niveau de l'attache des museles obliques antérieurs. La coquille a une forme ovalaire oblongue à rectangulaire, avec des bords latéraux subparallèles (voir chapitre : caractères taxonomiques).

La eoquille des lingules est essentiellement eomposée de chitino-phosphate, comme celle de tous les Brachiopodes Inarticulés (à l'exception des Craniidés qui, comme les Articulés, ont une coquille carbonatée). La fraction inorganique est composée à 74,7 — 93,7 % de phosphate calcique et la fraction organique à 20 % de chitine et 22 % de protéines; le périostracum contient 67,9 % de protéines et 10,6 % de chitine (Jope, 1965). On remarque dans la coquille des couches de seléroprotéines et de chitine, et des lentilles d'apatite. Kelly et al. (1965) ont montré la présence d'aiguille d'apatite à e-axes alignés dans le plan de la coquille, parallèles aux fibrilles de chitine. Les deux films externes de muco-polysaccharides et le péricostracum protéinique forment une couche externe triple. La coquille est caractérisée par une forte teneur en pyrrolidine (amino-acide) des protéines du manteau et du périostracum, ainsi que par une forte teneur en alamine et la présence d'hydroxyproline, qui sont normalement associées dans la calcification phosphatique et collagène des os (Jope, 1969), ce qui, comme le souligne cet auteur, est particulièrement intéressant chez le genre Lingula, connu depuis l'Ordovicien, époque où sont aussi apparues les structures osseuses dans d'autres groupes zoologiques.

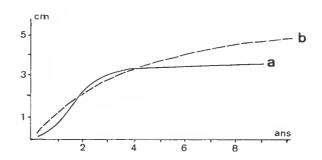


Fig. 4. — Courbe de croissance de la coquille (longueur) de Lingula reevei (a, d'après Worcester, 1969) et de Lingula anatina (b, d'après Kenchington et Hammond, 1978), en fonction de l'âge.

La matrice de la coquille des lingules se distingue des autres Brachiopodes par l'absence d'histidine en terminaison-N dans la chaîne principale polypeptidique, remplacée par l'arginine (Jope, 1973), l'histidine n'étant pas essentielle pour la calcification phosphatique (GLIMCHER et Krane, 1968). De plus, ehez les Lingulidés, cette chaîne, contrairement aux autres Brachiopodes, comporte une chaîne principale et deux chaînes secondaires à terminaison-N à glycine et alanine. La coquille des lingules est traversée par de nombreuses et fines indentations eytoplasmiques du manteau qui vont jusqu'au périostracum.

La courbe de croissance de la eoquille a été établie chez deux espèces de lingules (fig. 4) ; d'après Worcester (1969), la longueur de la coquille décroît linéairement avec l'accroissement de la taille, et la vitesse de eroissance dépend aussi de la quantité de nourriture disponible.

Selon Williams et Hurst (1977), le seul changement important survenu chez les lingules concerne l'atrophie des pseudo-interareas (voir chapitre caractères taxonomiques).

b - Manteau

Le mantcau recouvre environ le tiers antérieur de la face interne des valves; il délimite la cavité palléale dans laquelle s'étale le lophophore. La succession du périostracum et des microstructures du bord du manteau du genre Lingula ne diffère qu'en détail avec celle du genre voisin Glottidia (ef. Williams et Mackay, 1979) (fig. 1f). La grande longueur du bord externe du manteau est probablement liée aux deux fonctions primordiales des soies (maintien du terrier et formation des pseudosiphons) (Williams, 1977), auxquelles il convient d'ajouter un rôle sensoriel. Chaque soie est muc par trois faisceaux musculaires (fig. 1f) et séerétée par les microvillosités des chaetoblastes, eellules folliculaires basales dans l'invagination de l'épiderme du manteau (Storcu et Welsch, 1972; Gustus et Cloney, 1972; Orrhage, 1973). D'après ces auteurs, le mode et la formation des soies chez les Brachiopodes correspondent à eeux des Annélides, mais ne représenteraient qu'un exemple remarquable de convergence entre ces deux groupes.

Les lingules possèdent une eiliation particulière dont le contour est représenté sur la figure 1d. Cette ciliation est parfaitement adaptée à la vic endobionte, ayant une fonction primordiale dans le fouissage (Emic, 1981a, 1982a). Le long du bord antérieur de chaque valve, quand l'animal est en position de filtration, le manteau forme deux crêtes au niveau des soies les plus courtes, crêtes venant en eontact et délimitant ainsi une ouverture centrale arrondie et deux ouvertures latérales. Cette disposition provoque l'inclinaison et l'entrecroisement des soies au niveau des crêtes, alors que les soies les plus longues restent dressées verticalement : elle erée ainsi les trois pseudosiphons caractéristiques qui seuls dépassent du sédiment en signalant la présence de l'animal (fig. 1a, b, c, d). Cette disposition unique ehez les Brachiopodes assure aussi la protection de la cavité palléale.

e - Lophophore

Le lophophore présente un enroulement de type spirolophe (fig. 1g), dont la disposition permet d'isoler la eavité palléale en trois chambres avec un maximum d'efficacité pour les eourants: l'eau pénétrant par les pseudosiphons latéraux et le eourant exhalant sortant par l'ouverture médiane (Chuang, 1956) (fig. 1c, d). Les courants inhalants sont induits par la eiliation latérale des tentacules du lophophore, aidée par la ciliation active du manteau (Westbroek et al., 1980). La ciliation frontale des tentacules porte les particules alimentaires par un autre courant vers la gouttière labiale qui envoie celles-ci directement vers la bouche en les liant avec du mucus (Chuang, 1956; Strathman, 1973; Gilmour, 1978). La filtration est continue quand les valves sont entrouvertes et le lopho-

phore assure un certain tri des particules. La présence de mueus ne joue qu'un rôle secondaire dans la capture des particules, mais Chuang (1956) précise son importance sous conditions défavorables, telle une forte turbidité des caux.

Rappelons que les fonctions essentielles du lophophore sont la eollecte de la nourriture et la respiration qui assure l'oxygénation du sang (Emig, 1976).

d - Cælomes

Les lingules ont une division archimère des eœlomes (Pross, 1980): le procœlome comprend la eavité périœsophagienne et cellc de l'épistome; le mésoeœlome les eavités du lophophore; le métacœlome la cavité du corps, y compris les sinus palléaux (manteau) et la cavité du pédoncule. L'épithélium cœlomique cilié assure une circulation active, surtout dans les sinus palléaux, qui joue un rôle dans le transport des métabolites et les échanges gazeux (Chuang, 1964; Rudwick, 1970).

e — Appareil circulatoire

L'appareil circulatoire, peu développé, est séparé des eœlomes : il comprend un « eœur » et des vaisseaux passant par le lophophore pour irriguer ensuite tout le corps, y eompris le manteau. Le sang, parfois légèrement rosé, coutient des globules à hémérythrine : il joue un rôle prépondérant dans les échanges gazeux et nutritionnels. L'hémérythrine, dont deux types existent ehez les lingules (Josh et Sullivan, 1973), intervient dans le stockage et le transport de l'oxygène (Manwell, 1960). Hammen et al. (1962) ont montré que Lingula reevei a une eonsommation d'oxygène plus faible que les huîtres et Modiolus, ec qu'ils eonsidèrent comme le résultat d'un mécanisme de contrôle plutôt qu'une défieinee en enzymes.

f - Tube digestif

Le tube digestif a été partieulièrement bien étudié par Chuang (1959a), auquel nous renvoyons le leeteur, sans omettre de signaler que les lingules sont dotées d'un anus (fig. 1e). L'étude des contenus du tube digestif (Emig. 1981a) a permis de conclure que l'apport animal semble provenir en majorité du méio- et maerobenthos superficiel et que la fraction végétale est largement constituée d'espèces d'origine planctonique (surtout des diatomées).

g — Système nerveux

Le système nerveux (basiépithélial), peu développé, comprend un plexus périœsophagien, dont le centre principal est le ganglion sous-œsophagien. Il a été décrit par Blochmann (1900) et n'a depuis fait l'objet d'aucune étude, sauf la mention de ecllules de fibres géantes dans le petit ganglion supraœsophagien par Kirtisinghe (1952).

La présence de deux statoeystes, signalées par Yatsu (1902) et Morse (1902) qui les eonsidèrent comme des organes de sens, situés sous le musele adducteur antérieur, mériterait une étude approfondie. La sensibilité à la lumière a été confirmée par des observations personnelles.

h — Néphridies

La pairc de métanéphridies est portée par le ligament iléopariétal; ee sont aussi les gonoduetes (fig. 1e).

i - Gonades et reproduction

Les lingules sont dioïques. La féeondation est externe. La durée de la période de reproduction varie selon les indications des auteurs : période estivale courte (Yatsu, 1902; Kume, 1956), période longue (Sewell, 1912; Kenchington et Hammond, 1978), jusqu'à une reproduction durant toute l'année (Chuang, 1959b). D'après Chuang, la maturité est atteinte chez *Lingula anatina* vers un an à un an et demi, à partir d'une longueur de coquille de 2,25 cm.

La larve est planetonique, se nourrissant de phytoplaneton (Chuang, 1959b).

j — Musculature

Nous ne ferons mention iei que de la musculature actionnant les valves en utilisant une nouvelle terminologie (tabl. 1; fig. 5, 6, 8): les muscles obliques permettent aux valves d'effectuer tous les mouvements de rotation (eisaillement) indispensables pour le fouissage, tandis que les muscles adducteurs assurent la fermeture des valves et leur résistance à l'ouverture, eomme chez les autres Brachiopodes (Wilkens, 1978). En revanche, l'ouverture des valves est obtenue par la contraction de deux bandes musculaires latérales (nommées muscles latéraux longitudinaux; fig. 5, 6) qui entourent le corps de la lingule depuis la base des bras lophophoraux jusqu'au muscle adducteur postérieur (Emig, 1982a). Cette contraction déplace le volume du corps latéralement et postérieurement et ainsi provoque l'ouverture lente de la coquille, tout en accroissant le volume de la cavité palléale et en permettant l'épanouissement du lophophore (qui est obtenu par le seul relâchement des muscles rétracteurs des bras; Chuang, 1956). Les valves viennent ainsi prendre appui sur les deux parois du terrier, donnant un angle d'ouverture de la coquille d'environ 6º (fig. 1e). Le pédoneule est alors mis au repos, sans qu'il intervienne dans ce processus, comme le supposait déjà Rudwick (1970) et Thayer et Stelle-Petrovic (1975).

Tableau I. — Terminologie utilisée pour les muscles du corps des lingules avec correspondance des termes de Helmcke (1939) et Bulman (1936). Helmcke (1939) donne un tableau exhaustif des terminologies utilisées précédemment par de nombreux auteurs.

Abréviations et numérotage des muscles des figures 5 et 6	Еміс	Неімске	Bulman
A a	Adducteur antérieur	Transversus anterior	Central
Ар	Adducteur postérieur	Transversus posterior	Umbonal
	Oblique antérieur	Cutaneus	Anterior laterals
	Oblique latéral antérieur	Longitudinal ventralis exter- nus	Outside laterals
3	Oblique latéral médian	Longitudinal ventralis internus	Middle laterals
	Oblique interne antérieur	Longitudinal dorsalis sinistra pars anterior	
4'	Oblique interne médian	Longitudinal dorsalis dextra	Transmedians
	Oblique interne posté- rieur	Longitudinal dorsalis sinistra pars posterior	
Ll	Latéral longitudinal	1 L	_

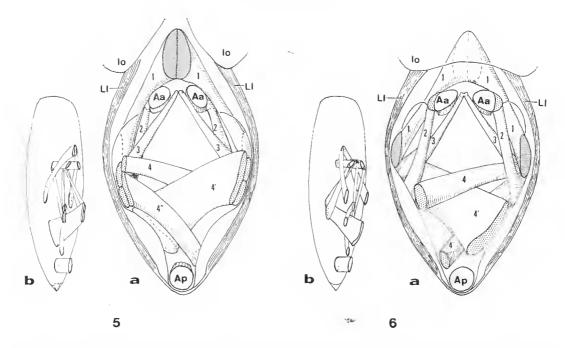


Fig. 5-6. — Disposition de la museulature du corps d'une lingule : 5, face dorsale, vue de face (a) et de profil (b) ; 6, face ventrale, vue de face (a) et de profil (b). (Abréviation et numérotage, voir tabl. 1.)

k – Pédoncule

Le pédoncule est une adaptation à la vie sédentaire endobionte. Sa signification fonctionnelle diffère de celle des autres Brachiopodes. Il renferme une cavité cœlomique communiquant par un sphineter avec celle du métasome, dont il représente une extension. L'épiderme repose sur une importante couche de muscles longitudinaux spiralés; il est entouré par une épaisse cuticule externe contenant des fibrilles de b-chitine (MacKay et Hewitt, 1978). Cette cuticule forme un double repli autour de la région postérieure de la coquille, tandis qu'elle disparaît postérieurement au niveau du renflement postérieur où la couche musculaire est elle-même réduite de moitié en épaisseur. L'épiderme de ce bourgeon produit un film de muco-polysaccharides assurant l'agglutination de particules diverses (MacKay et Hewitt, 1978; Emig, 1982a) (fig. 1a, 10b, 11a, 12a).

Le rôle du pédoncule est double ; il consiste, d'une part, à assurer l'ancrage de la lingule au fond du terrier grâce à la masse de particules entourant le renflement postérieur, masse dont l'importance est fonction du substrat (Emig, 1981a), et, d'autre part, à permettre les mouvements verticaux de la lingule dans son terrier. L'extension maximale du pédoncule est de l'ordre de 10 fois la longueur de la coquille (Emig, 1981a). Le pédoncule ne joue aucun rôle dans le fouissage.

II. CARACTÈRES TAXONOMIQUES

Les descriptions des espèces actuelles du genre Lingula ont été jusqu'à présent établies sur la base de caractères morphologiques labiles, pour la plupart irrecevables en tant que critères taxonomiques, ce qui entraîna confusion et multiplication des espèces (cf. pour exemple Johnston et Hirschfeld, 1920; Hatai, 1940). Des tentatives (Chuang, 1961a, 1962; Hammond et Kenchington, 1978) d'utilisation de divers rapports de mesures des coquilles des lingules se sont soldées par un échec. Seuls les critères proposés récemment par Emic (1977c, 1979), concernant la morphologie des régions umbonales, l'arrangement des muscles du corps et la disposition des deux canaux antérieurs du manteau, ont conduit à une nouvelle description des espèces de lingules et leur identification certaine.

Nous discuterons ci-après la validité de l'ensemble des critères utilisés jusqu'à présent afin d'en dégager ceux qui nous permettront de dresser une diagnose pour chaque espèce.

1. Coquille

a - Coloration

Par des expériences de transplantation, Chuang (1962) a montré que la coloration des coquilles de *Lingula anatina* pouvait varier pour les mêmes individus en fonction de la localité. Hammond et Kenchington (1978) rejettent le critère de la coloration en arguant d'une trop grande variabilité dans une même localité pour *L. anatina*; ces auteurs mentionnent aussi l'atténuation de la coloration verdâtre après quelques années dans un fixateur (alcool, formol), ce que nous confirmons.

L'étude de nombreuses collections de lingules et les observations sur le terrain pour Lingula reevei nous permettent de conclure que chaque espèce de Lingula présente une dominante de couleur qui peut être utilisée comme caractère complémentaire (tabl. 11) à condition de rester très prudent, surtout si l'on ne dispose pas d'individus de référence des autres espèces.

Tableau II. — Dominante de couleur de la coquille et du pédoncule des espèces du genre Lingula.

Espèces	Coquille	Pédoncule
L. anatina	vert clair à foncé	chair
L. reevei	bleu-vert émeraude	blanchâtre
L. tumidula	vert cuivré à rougeâtre	chair à blanchâtre
L. rostrum	beige jaunâtre à brunâtre	beige à brunâtre
L. adamsi	beige à brune	chair
L. translucida	translucide à blanchâtre	blanchâtre
L. parva	transparente	chair

b - Forme des valves

La forme générale des valves permet de subdiviser le genre *Lingula* en deux groupes : valves allongées oblongues, environ 2 à 2,5 fois plus longues que larges, à surface lisse ou légèrement marquée par les lignes eoneentriques (espèce-type : *L. anatina*) (fig. 9 à 12) ; valves larges, rectangulaires, environ 1,5 fois plus longues que larges, à sculpture rugueuse (espèce-type : *L. adamsi*, scul représentant) (fig. 13a).

Bien que la forme du bord antérieur des valves se modifie au eours de la eroissance de la eoquille, surtout jusqu'à ee que la eoquille ait atteint environ 2 em, nous avons eonstaté pour des individus de taille supérieure une relative constance de la forme antérieure qui, sans lui accorder de valeur spécifique, peut être utilisée comme caractère complémentaire, mais sur des individus adultes exclusivement (fig. 9 à 13). Ainsi, L. anatina et L. recevei ont des formes semblables, L. tumidula se caractérise par les bords latéraux s'élargissant antérieurement, L. rostrum et L. parva ont un bord antérieur arrondi, L. translucida et L. adamsi ont un bord antérieur recetilique.

e - Convexité, degré de calcification, opacité, épaisseur des valves

Ces earaetères varient fortement entre individus d'une même espèce, sous diverses eonditions; ils ne peuvent être utilisés en taxonomie (Chuang, 1962).

d - Mesures des valves

Longueur maximale des valves: La longueur de la eoquille des lingules est fonction de l'âge des individus (fig. 4) et la vitesse de eroissance dépend des conditions du milieu, notamment de la quantité de nourriture disponible (Chuang, 1961a, 1962; Worcester, 1969; Hammond et Kenchington, 1978; Emig, 1981a). Ce caractère utilisé par Johnston et Hirschfeld (1920) doit donc être définitivement écarté.

Rapport largeur/longueur: L'analyse de la variabilité des dimensions de la coquille a montré qu'aueun rapport ne peut être utilisé en taxonomie, tant pour la eoquille que pour le protegulum (Chuang, 1961a, 1962; Hammond et Kenchington, 1978): en effet, le rapport largeur/longueur subit l'influence des conditions de milieu et dépend de la croissance de la coquille elle-même. Chuang (1962) ne retient que le rapport largeur/longueur pour la valve larvaire dorsale auquel il accorde une signification possible; celle-ci a ensuite été infirmée par Emig et Le Lœuff (1976). Par ailleurs, les valves larvaires ne sont présentes que chez de jeunes individus, donc de petite taille, et elles disparaissent ensuite rapidement.

e — Régions umbonales

L'utilisation de la morphologie des régions umbonales des valves comme eritère taxonomique a été proposée pour la première fois par Emig (1977c) et confirmée à plusieurs reprises (Emig, 1978, 1979; Emig et Cals, 1979; Emig et Le Lœuff, 1976; Emig et al., 1978).

Dans le présent travail, un échantillonnage de dix à vingt individus de diverses tailles de chaque espèce (sauf pour Lingula tumidula: un seul exemplaire), provenant de nombreuses localités pour Lingula anatina et L. rostrum, a permis d'établir les variations de ce caractère. Ce même échantillonnage a été utilisé pour mesurer les variations de l'arrangement museulaire et de la forme des canaux antérieurs du manteau.

Pour ehaque espèce, les régions umbonales présentent bien une morphologie spécifique qui nous autorise à utiliser ee earactère en taxonomie : nous avons pris en compte les faces interne et externe pour chaque valve et le profil latéral du bee pour la valve dorsale (fig. 7). Rappelons que les lingules présentent une disposition gastrothyride : seule la valve ventrale possède un sillon pédonculaire.

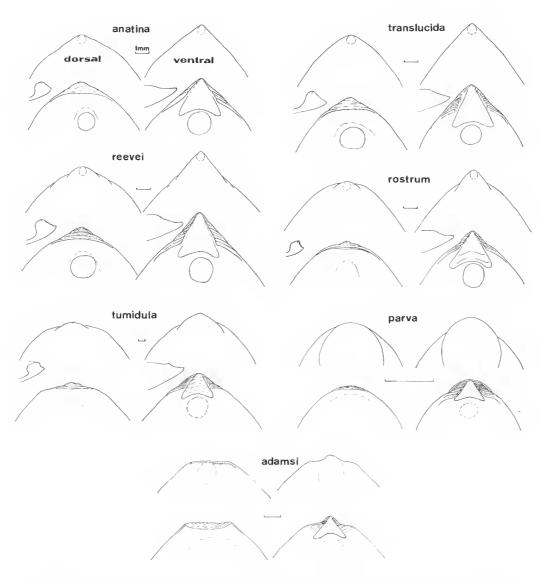


Fig. 7. — Représentation des régions umbonales des espèces du genre Lingula : vues externe, interne, et profil du bec dorsal (explication au paragraphe : Morphologie des régions umbonales).

La figure 7 représente ces caractéristiques pour chaque espèce du genre Lingula : nous avons procédé à l'agrandissement ou à la réduction des régions umbonales de Lingula adamsi, L. parva et L. tumidula afin de les rendre comparables à celles des autres espèces pour lesquelles nous représentons des régions correspondant à des individus dont la coquille mesure 35 mm de long environ. La figure 7 ne tient pas compte des variations intraspécifiques, mais celles-ci sont faibles. Une courte description des caractéristiques des régions umbonales, en complément à la figure 7, est faite dans la diagnose de chaque espèce.

2. Corps de la lingule

a - Disposition des muscles

L'arrangement des muscles du corps comme critère taxonomique a été utilisé pour la première fois par Emic (1977c) : il doit être actuellement considéré comme le meilleur caractère pour identifier une espèce (fig. 5, 6, 8).

Prenant les individus de l'échantillonuage précédent, nous avons représenté sur la figure 8 les variations des contours des muscles et de la ligne périmyale qui les entoure : la surface des muscles pour un individu est donc toujours inférieure à celle donnée sur la figure. Cette figure 8 démontre que, malgré des variations intraspécifiques, la disposition des muscles et la forme de la ligne périmyale sont caractéristiques pour chaque espèce : elles sont brièvement décrites dans les diagnoses en complément de la figure 8 (voir aussi fig. 10 d; 12 e; 13 d, e).

b - Canaux principaux antérieurs du manteau

L'utilisation de ce caractère a été introduit par Emic (1979). Grâce à l'échantillonnage mentionné ci-dessus, nous avons représenté sur la figure 8 (voir aussi fig. 10 d, 13 d,
e) la forme de ces canaux en tenant compte des variations intraspécifiques : on remarque
que, si cette forme est constante pour une espèce, ce caractère ne peut être utilisé qu'en
complément du caractère précédent. L'absence de canaux sur la face ventrale de Lingula
parva est due au fait que nous n'avons pu circonscrire avec certitude la forme des canaux
de cette face.

Soulignons aussi que le contour du manteau en trait pointillé (fig. 8) varie en fonction de la taille de l'animal; il n'est donc représenté qu'à titre indicatif.

c — Coloration palléale

Nous n'avons observé de coloration palléale que chez unc seulc espèce, Lingula reevei : coloration brun noirâtre du bord antérieur du manteau (fig. 11 b).

3. Pédoncule

La longueur du pédoncule a été souvent citée par des auteurs, mais, du fait de son élasticité (extension jusqu'à 10 fois la longueur de la coquille; contraction forte lors de la récolte et de la fixation) et ses capacités de régénération, on ne peut en aucun cas tenir compte de ces mesures (fig. 10 b, 11 a, 11 c, 12 a).

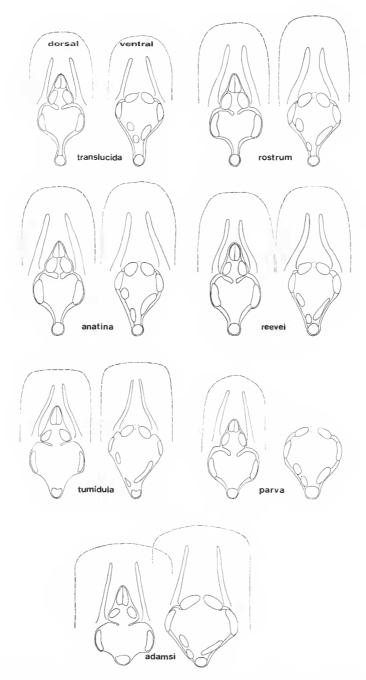


Fig. 8. — Variations dans la disposition des muscles du corps et de la ligne périmyale et dans la disposition des canaux antérieurs du manteau chez les espèces du genre Lingula (explications aux paragraphes correspondants). Afin de permettre une bonne comparaison, tous les schémas de chaque face ont été ramenés à la même échelle; de ce fait, les faces ventrale et dorsale d'une même espèce ne sont pas exactement à la même échelle.

En revanche, la coloration du pédoncule est constante chez une espèce (tabl. II) et nous nous en servirons comme un caractère complémentaire.

4. Conclusions

Afin d'établir l'identification des espèces du genre Lingula, nous utiliserons comme caractères taxonomiques : la disposition des muscles du corps ; la morphologie des régions umbonales ; et comme caractères complémentaires : la forme générale de la coquille ; la dominante de couleur des valves et du pédoncule ; la coloration palléale ; la forme des deux canaux principaux antérieurs du manteau.

L'ensemble de ces caractères nous permet de donner une diagnosc pour chaque espèce.

III. SYSTÉMATIQUE

En élevant les Lophophorates au rang d'embranchement (Emig, 1977d), Phoronidiens, Bryozoaires et Brachiopodes deviennent des classes et, chez les Brachiopodes, Inarticulés et Articulés prennent le rang de sous-classe. Ensuite, nous reprenons la classification établic dans le « Treatise on Invertebrate Paleontology » (Moore, 1965).

Sous-classe INARTICULATA Huxley, 1869

Ordre LINGULIDA Waagen, 1885

Superfamille Lingulacea Menke, 1828

Famille LINGULIDAE Menke, 1828

Genre LINGULA Bruguière, 1797

Espèces: L. anatina Lamarck, 1801; L. rostrum (Shaw, 1798); L. reevei Davidson, 1880; L. translucida Dall, 1921; L. parva Smith, 1871; L. tumidula Reeve, 1841; L. adamsi Dall, 1873.

1. Lingula anatina Lamarck

Patella unguis Linnaeus, 1758: 783; 1976: 1260.

L. anatina Lamarck, 1801: 141; Davidson, 1888: 206; Leroy, 1936: 121; Lamy et André, 1941: 189; Emig, 1977a: 401; Emig, et al., 1978: 583; Emig, 1979: 382.

Mytilus lingua Dillwyn, 1817: 322.

L. affinis Hancock, 1858: 791; DAVIDSON, 1888: 215.

L. hirundo Reeve, 1859, pl. 2; Davidson, 1888: 220; Johnston et Hirschfeld, 1920: 53. L. murphiana Reeve, 1859, pl. 1; Davidson, 1888: 215; Emig, 1977a: 401; Emig, 1979: 382.

L. lepidula Adams, 1863: 101; DAVIDSON, 1888: 220; HATAI, 1940: 179.

L. smaragdina Adams, 1863: 101; Davidson, 1888: 220; Hatal, 1940: 179.

L. unguis Dall, 1921: 263; Hatai, 1940: 183; Rowell, 1964: 223; Chuang, 1962: 201.

L. nipponica Hayasaka, 1931: 364; 1938: 2; HATAI, 1940: 181.

Matériel examiné: Australie: Moreton Bay (localité-type de *L. murphiana*) (QM G 5483, G 5207, G 2126, G 1084, G 5118, G 11668, G 2305, G 2306, G 2100); Southport (QM G 2304, G 12058, G 12059, G 12060, G 2872); Burnett Heads (QM G 5373, G 5487/1); Proserpine (QM G 2283, G 2284, G 2285); Cardwell (QM G 11666); Port-Curtis (localité-type de *L. hirundo*) (AM C 59917, C 107138); Dampier Archipel (WAM 2-71). Singapour (MNHN BRA 77-01; USNM 231740, 549776; collection personnelle); Changi (USNM 549690). Indochine (MNHN BRA 78-3). Sumatra (MNHN BRA 78-5). Philippines (USNM 550636, 550776), Manille (USNM 550635, 549765, 549388, 245537, 11035). Fidji (USNM 76709, 532455, 77998, 88765). Thaïlande: Pucket, Andaman (USNM 549727); Bandon (USNM 6296). Japon: Yanagowa, Fukuoka (USNM 549804); Hiyakukanseki, Higo (USNM 6580, 334748); Shimbawa (USNM 11079, 334746); Yeddo Bay (USNM 109164, 173632); Akashi (localité-type de *L. lepidula*) (USNM 334747). Chine: Pei-tai-ha, golfc Chilhi (USNM 217312). Indes: Goa (USNM 443602). Madagascar: Tuléar (MNHN BRA 77-02; collection personnelle). Sénégal.

Abréviations: AM: Australian Museum, Sydncy; BM: British Museum, London, MNHN: Muséum national d'Histoire naturelle, Paris; QM: Queensland Museum, Fortitude Valley; USNM: United States National Museum, Washington D.C.; WAM: Western Australian Museum, Perth; ZMA: Zoōlogisch Museum, Amsterdam.

Les deux espèces les plus fréquemment signalées, L. anatina et L. rostrum, ont été souvent eonfonducs en l'absence de critères taxonomiques spécifiques, et qui a aussi conduit à la description de nombreuses espèces qui peuvent maintenant être considérées comme synonymes de l'une ou de l'autre.

Le premier problème concernait le nom d'espèce pour L. anatina utilisée comme espècetype du genre Lingula et désignée à l'origine sous le nom Paiella unguis par Linné (1758) qui a confondu deux animaux différents dont un seul se rapporte à une lingule. Lamy et André (1941), puis Rowell (1964) ont discuté ce point et ont conclu que le nom à utiliser est Lingula anatina Lamarck (au lieu de L. unguis).

La synonymie de L. murphiana Reeve (localité-type : Moreton Bay, Australie) avec L. anatina a été discutée ct établie par Emis (1979).

Les exemplaires de L. smaragdina Adams (localité-type: Yakubo, Japon) sont considérés par Davidson (1888) et Hatai (1940) comme de jeunes L. anatina. Hatai (1940) décrit L. nipponica Hayasaka (localité-type: Mutshu Bay, Japon) en tous points comparable à L. anatina. Davidson (1888) considère L. lepidula Adams (localité-type: Akashi, Japon) comme la forme jeune de L. anatina, ce que nous confirmons par l'examen d'exemplaires de L. lepidula de la collection du USNM (nº 109164; 173632). L. hirundo Recve (localité-type: Port-Curtis, Australie) peut être mise en synonymie avec L. anatina, des individus de cette localité conservés à l'Australian Museum correspondant à cette dernière espèce (Emig, 1979).

Enfin, L. affinis Hancock est mise en synonymie avec L. anatina par Davidson (1888).

Diagnose (fig. 2, 7, 8, 9)

Coquille : De forme allongée et oblongue à bords latéraux subparallèles ; bord frontal légèrement concave à droit avec une pointe médiane ; stries d'accroissement distinctes, surface lisse. Coloration verte (vert très clair translucide à vert très foncé), parfois une légère coloration beige

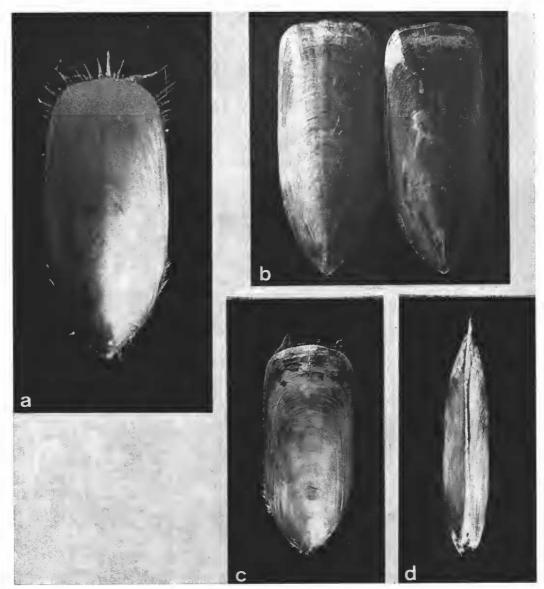


Fig. 9. — Lingula anatina : a, vue de la face ventrale, animal sans pédoncule (× 2) ; b, valves ventrale et dorsale d'un individu récolté à Singapour (× 1,5) ; c, vues de la face dorsale ; d, vue de profil d'un exemplaire de Moreton Bay (Australie) (grandeur nature).

à brune le long des bords postérieurs et latéraux. Régions umbonales pointues : valve dorsale à bec triangulaire avec un profil rectiligne à légèrement concave ; valve ventrale avec un sillon pédon-

culaire sans stries visibles, non continu avec la face interne de la valve.

Disposition des muscles et des canaux : L'arrangement des muscles est de forme allongée. Sur la face ventrale, la ligne périmyale gauche de la valve ventrale est très incurvée sous le muscle oblique interne postérieur, et les muscles obliques internes antérieur (près du muscle oblique antérieur) et postérieur sont bien séparés. Les deux canaux antérieurs principaux de la face dorsale sont rectilignes et ceux de la face ventrale légèrement incurvés. Aucune pigmentation palléale n'est observée.

Pédoneule de couleur chair.

2. Lingula rostrum (Shaw)

Mytilus rostrum Shaw, 1798, pl. 315.

Lingula hians Swainson, 1823: 401; Sowerby, 1846: 338; Davidson, 1888: 216; Johnston et Hirschfeld, 1920: 54; Emig, 1979: 384.

Lingula exusta Reeve, 1859, pl. 2; Davidson, 1888: 217; Johnston et Hirschfeld, 1920: 63;

Еміс, 1979 : 384.

Lingula jaspidea Adams, 1863: 101; DAVIDSON, 1888: 218; DALL, 1921: 265.

Lingula bancrofti Johnston et Hirschfeld, 1920: 67; Dall, 1921: 265; Evig, 1979: 384.

Lingula rostrum Dall, 1921: 263; Emic, 1979: 384; Cals et Emic, 1979: 154.

Matériel examiné: Moluques: Amboine (MNHN BRA 78-33; USNM 153321, 111037). Australie: Gloucester (USNM 549895, 530638); Burnett Heads (localité-type de L. bancrofti) (QM G 5487/2; AM C 43925); Moreton Bay (localité-type de L. exusta) (QM G 5298, G 984, G 1056; AM C 50762); Port Denison (AM C 43684); Dunk Island (QM G 11667; AM C 45047); Yeppoon (WAM 32-71); Broome (WAM 1-71). Java (MNHN BRA 78-4). Philippines: Manille, Luzon Island (MNHN BRA 78-6; USNM 333988, 310182, 549679); Davao (USNM 549935). Ceram (MNHN BRA 78-1). Malaisie: Pulo Pinang (MNHN BRA 78-9). Chine: (MNHN BRA 78-7), Foochow (MNHN BRA 78-8). Nouvelle-Calédonie (MNHN BRA 78-10). Nouvelle-Guinée: Fyfe Bay (AM C 44025). Japon: (USNM 127043, 332781, 128261); Enoshima (USNM 124223). — L. dumortieri (Grande-Bretagne: Coralline Crag; USNM 173634, 173635).

La récolte de L. rostrum à Amboine, localité-type (Cals et Emig, 1979), a permis de comparer ces exemplaires avec ceux d'autres localités et d'établir la synonymie, avec L. rostrum, de L. hians Swainson (localité-type : mer de Chine), synonymie déjà suggérée par Dall (1921), Hatai (1940) et Emig (1979), de L. exusta Reeve (localité-type : Moreton Bay, Australie) et de L. bancrofii Johnston et Hirschfeld (localité-type : Burnett Heads, Australie). Des exemplaires de L. jaspidea Adams, 1863 (localité-type : Mososeki, Japon), provenant de la collection du USNM, récoltée au Japon, sont référables à l'espèce L. rostrum, ainsi que des individus de L. dumortieri, espèce fossile, ce qui confirme l'opinion de Davidson (1888).

Diagnose (fig. 3 D, 7, 8, 10)

Coquille: De forme allongée, ovalaire, à bords latéraux subparallèles; bord frontal plutôt concave avec une légère pointe médiane; stries d'accroissement peu marquées, surface lisse. Coloration beige-jaune à brune, souvent avec une ou plusieurs bandes concentriques verdâtres, soulignant dans la région distale des valves les stries d'accroissement. Régions umbonales pointues : valve dorsale à petit bec à pente courte et concave; valve ventrale à bec en forme de rostre, plus ou moins accentué, le sillon pédonculaire à stries d'accroissement visibles et en continuité avec la face interne de la valve.

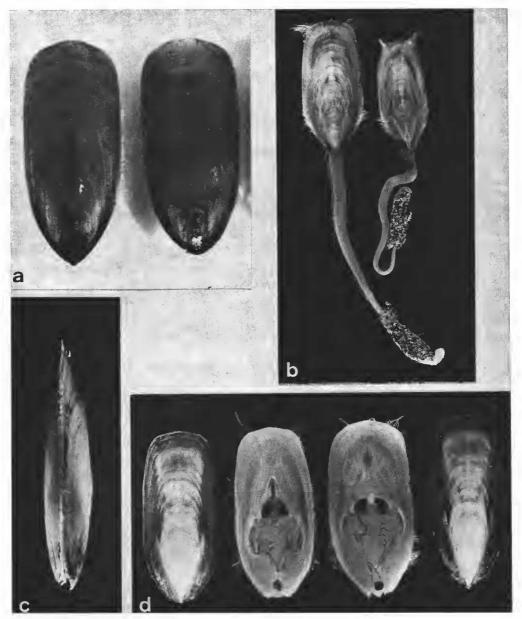


Fig. 10. — Lingula rostrum: a, valves ventrale et dorsale d'un individu d'Amboine (× 2); b, deux exemplaires avec pédoncule des Philippines (grandeur nature); c, vue de profil (× 1,5); d, valve dorsale et face dorsale du corps, et face ventrale du corps et valve ventrale d'un exemplaire d'Amboine (grandeur nature).

Disposition des muscles et des canaux : L'arrangement des muscles est de forme légèrement élargie avec les lignes périmyales postérieurement concaves ; muscles obliques internes antérieur et postérieur bien séparés sur la face ventrale. Les deux canaux antérieurs principaux sont incurvés sur les deux faces. Aucune pigmentation palléale n'est observée.

Pédoncule de couleur beige à brunâtre.

3. Lingula reevei Davidson

Lingula ovalis Reeve, 1841: 100.

Lingula reevei Davidson, 1880: 62; Davidson, 1888: 219; Emig, 1978: 31; Cals et Emig, 1979: 115.

MATÉRIEL EXAMINÉ: USA: Hawaii (MNHN BRA 78-31; USNM 223978, 252766, 550777, 549685; collection personnelle). Moluques: Amboine (MNHN BRA 78-32).

Cette espèce a été décrite par Reeve (1841a) sous le nom de Lingula ovalis pour laquelle Davidson (1880) proposa Lingula reevei, le nom précédent étant déjà utilisé pour une espèce fossile. L. reevei, longtemps considérée comme endémique de Hawaii, a été récemment découverte à Amboine (Moluques) par Cals et Emic (1979), ce qui laisse supposer que cette espèce a probablement été confondue ailleurs avec d'autres espèces, notamment L. anatina.

Diagnose (fig. 3 C, 7, 8, 11 a, 11 b)

Coquille: Forme allongée et ovalaire, avec la plus grande largeur entre la moitié et le tiers postérieur de la longueur; bord frontal plutôt concave avec une légère pointe médiane; stries d'accroissement peu marquées, surface lisse. Coloration d'un bleu-vert brillant, émeraude, avec parfois les bords postérieurs d'un rouge brunâtre. Régions umbonales pointues: valve dorsale à bec triangulaire avec un profil rectiligne, marquée par une petite pointe terminale; valve ventrale avec un sillon pédonculaire sans stries visibles, en continuité avec la face interne de la valve.

Disposition des muscles et canaux : L'arrangement des muscles de la face dorsale est de forme allongée ; celui de la face ventrale possède un muscle oblique interne médian très allongé se terminant près du muscle oblique interne postérieur situé lui-même contre le muscle adducteur postérieur ; la ligne périmyale gauche est peu incurvée. Les deux canaux antérieurs principaux du manteau sont fortement incurvés.

L. reevei se caractérise par une intense pigmentation palléale antérieure de couleur brunnoir.

Pédoncule : de couleur blanchâtre.

4. Lingula translucida Dall

Lingula translucida Dall, 1921: 264; Cooper, 1973: 5; Emig, 1982b.

MATÉRIEL EXAMINÉ: Pakistan, **Karachi** (USNM 150706, 332782). Indes: Porto-Novo (MNHN BRA 2060; ZMA).

Cette espèce découverte par Dall (1921) et récemment redécrite par Emig (1982b) n'est signalée que le long des côtes indiennes. Seuls les exemplaires de Karachi (Dall, 1921) sont référables à l'espèce L. translucida (cf. Cooper, 1973; Emig, 1982b).



Fig. 11. — a, b, Lingula reevei : a, deux individus entiers de Kaneohe Bay (Hawaii) (× 1,3) ; b, face interne du manteau montrant la coloration palléale, exemplaire récolté à Amboine (× 1,8) ; c, Lingula parva, deux exemplaires récoltés en Côte d'Ivoire (× 6 ; photographie publiée par Emic et Le Lœuff, 1976).

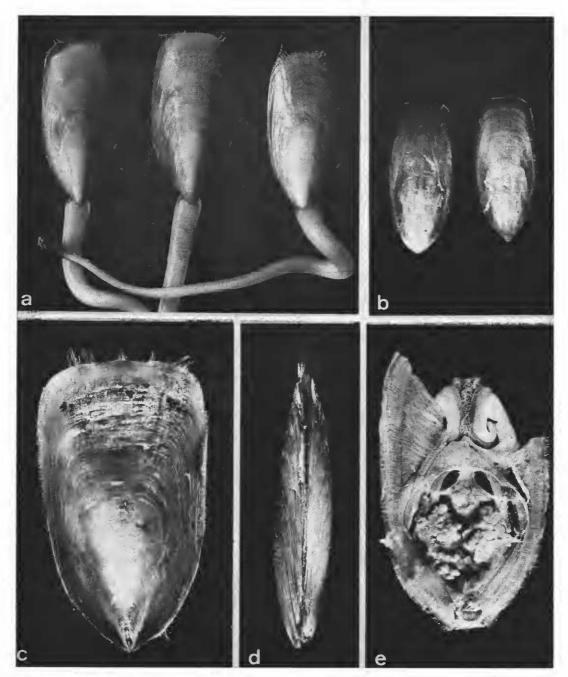


Fig. 12. — a, b, Lingula translucida: a, trois individus provenant de Porto-Novo (Inde) (× 1,6); b, valves dorsale et ventrale (× 1,6). c-e, Lingula tumidula: c, valve ventrale de l'unique exemplaire des Philippines (× 1,5); d, vue de profil (× 1,4); e, disposition des muscles du corps de la face ventrale (× 1,4).

Diagnose (fig. 3 B, 7, 8, 12 a, 12 b)

Coquille: Forme oblongue, allongée; bords latéraux subparallèles; bord frontal droit sans pointe médiane; stries d'accroissement peu visibles: surface lisse. Coquille translucide à blanchâtre selon le degré de calcification des valves, avec généralement les bords postérieurs et latéraux d'une légère coloration brun rougeâtre, et parfois des stries concentriques de couleur beige dans la moitié distale des valves. Régions umbonales pointues: valve dorsale à large bec triangulaire avec un profil rectiligne; valve ventrale à bcc pointu avec un sillon pédonculaire à stries visibles parfois soulignées d'une couleur rougeâtre.

Disposition des muscles et des canaux : L'arrangement des muscles est de forme très allongée. La ligne périmyale est fortement incurvée, notamment du côté gauche sur la face ventrale. Sur cette face, les muscles obliques internes médian et postérieur occupent une situation centrale. Les deux canaux antérieurs principaux sont rectilignes. Aucune pigmentation palléale n'est observée.

Pédoncule de couleur blanchâtre.

5. Lingula parva Smith

Lingula parva Smith, 1871: 730; Longhurst, 1957: 373; 1958: 39, 102; Chuang, 1961: 161; Gomez, 1975; Emig et Le Lœuff, 1976: 271.

MATÉRIEL EXAMINÉ: Côte d'Ivoire (MNHN BRA 78-34; collection personnelle).

Cette espèce n'est connue actuellement que dans le golfe de Guinée et seuls de petits individus ont été récoltés.

Diagnose (fig. 3 A, 7, 8, 11 c)

Coquille: Forme allongée et ovalaire, à bords latéraux et frontal concaves; stries d'accroissement peu visibles, surface lisse. Les valves sont transparentes, avec une légère coloration verte à cuivrée postérieurement et le long des bords latéraux postérieurs. Régions umbonales arrondies: valve dorsale à petit bec arrondi; valve ventrale à bec tronqué épousant l'arrondi de la valve larvaire.

Disposition des muscles et des canaux : La musculature est peu visible, seuls les muscles adducteurs se distinguent bien. L'arrangement musculaire est de forme élargie. Sur la face ventrale, les muscles obliques internes antérieur et postérieur sont situés côte à côte près du muscle adducteur postérieur; la ligne périmyale est peu incurvée postérieurement. Seuls les deux canaux antérieurs principaux de la face dorsale ont pu être observés : ils sont rectilignes, subparallèles. Aucune pigmentation palléale n'est observée.

Pédoncule de couleur chair.

6. Lingula tumidula Reeve

Lingula tumidula Reeve, 1841a, 1841b, 1859; Sowerby, 1846: 393; Davidson, 1888: 216; Emig et Hammond, 1981: 37.

 $L.\ compressa$ Reeve, 1841b; Sowerby, 1846:393.

L. tumida Davidson, 1852: 377.

MATÉRIEL EXAMINÉ: Australie: Moreton Bay (BM ZB 338, ZB 339, ZB 340). Philippines: (MNHN BRA 78-2; BM ZB 341, ZB 342).

Diagnose (fig. 3 C, 7, 8, 12 c-e)

Coquille : Forme allongée oblougue, avec la plus grande largeur au quart antérieur ; bords latéraux subparallèles ; bord frontal droit avec une pointe médiane très marquée ; stries d'accrois-

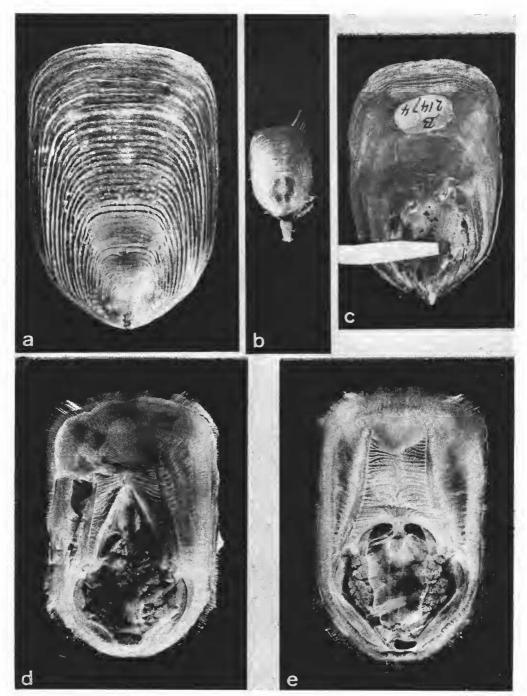


Fig. 13. — Lingula adamsi: a, valve ventrale d'un exemplaire de Bowen (Australie) (× 1,4); b, petit individu de Moreton Bay (Australie) (× 1,8); c, valve ventrale desséchée d'un exemplaire de Taiwan¶(?) (photographie C. Brunton, British Museum); d, face dorsale du corps (× 1,3); e, face ventrale du corps du même individu qu'en a (× 1,4).

sement bien marquées. Coloration d'un vert cuivré à rouge olivâtre, parfois d'un vert brillant, postérieurement. Régions umbonales émoussées : valve dorsale à petit bcc pointu avec un profil court et concave; valve ventrale à sillon pédonculaire avec des stries d'accroissement parfois colorées en brun, sillon non continu avec la face interne de la valve.

Disposition des muscles et des canaux : L'arrangement des muscles est de forme élargie. Le muscle oblique interne médian est très allongé sur la face ventrale et les muscles obliques internes antérieur et postérieur sont bien séparés ; la ligne périmyalc gauche est incurvée postérieurement. Les deux canaux antérieurs principaux sont très incurvés sur les deux faces. Aucune pigmentation palléale n'a été observée.

Pédoncule : de couleur chair blanchâtre.

7. Lingula adamsi Dall

Lingula tumidula Adams, 1863: 100; Davidson, 1871: 310 (non L. tumidula Reeve, 1841). Lingula adamsi Dall, 1873: 202; Dall, 1921: 264; Davidson, 1888: 218; Emig, 1979: 384; Emig et Hammond, 1981: 37.

Lingula shantungensis Hatai, 1937: 322; Hatai, 1940: 177.

Matériel examiné : Formose (BM B 12561, BM B 21474). Chine : Shantung (localité-type de L. shantungensis (TU 61311); Foochow (USNM 549766); golfe de Chilhi (USNM 359345). Nuigini : Bougainville (AM C 109911). Australie : Torres Strait (AM C 87688); golfe de Carpentaria (AM C 104475, C 74856, C 107295); Coburg (AM C 84715); Moreton Bay (QM G 5659, G 11684, G 11685, G 11686); Yeppoon (QM G 5486); Bowen (QM G 5879); Broome (AM C 48315; WAM 119-71).

Déjà Dall (1873) considérait L. tumidula et L. adamsi comme deux espèces distinctes, opinion soutenue par Davidson (1888) et confirmée récemment par Emic (1979) et Emic et Hammond (1981). Ces derniers auteurs ont également établi la synonymie de L. shantungensis avec L. adamsi.

Diagnose (fig. 3 C, 7, 8, 13)

Coquille: Forme rectangulaire, à bord frontal droit légèrement concave sans pointe médiane; stries d'accroissement bien marquées, surface externe rugueuse avec des stries équidistantes concentriques plus ou moins profondes. De profil, la valve dorsale est plus aplatie que la valve ventrale. Coloration beige à brun foncé, distalement rouge-brun à brun-noir. Régions umbonales aplaties: valve dorsale à bord postérieur rectiligne, valve ventrale avec un petit bec central.

Disposition des muscles et canaux : L'arrangement des muscles est de forme élargie : sur la face dorsale, le muscle adducteur postérieur se situe juste sous la ligne des muscles obliques ; sur la face ventrale, les trois muscles obliques internes sont regroupés près du muscle adducteur postérieur. Les deux canaux antérieurs principaux sont bien séparés, rectilignes et subparallèles.

Aucune pigmentation palleale n'est observée.

Pédoncule de couleur chair.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Adams, A., 1863. — On the genera and species of recent Brachiopoda of seas of Japan. Ann. Mag. nat. Hist., (3), 2 (11): 98-101.

Ashworth, J. H., 1915. — On larvae of Lingula and Pelagodiscus (= Discinisca). Trans. R. Soc. Edinb., 51 (1): 45-69.

- Blochmann, F., 1900. Untersuchung über den Bau der Brachiopoden. 2. Die Anatomie von Discinisca lamellosa (Broderip) und Lingula anatina Bruguière. Jena, Fischer. P. 67-124.
- Bulman, O. M. B., 1936. Muscle systems of some Inarticulate Brachiopods. *Geol. Mag.*, **76**: 434-444.
- Cals, P., et C. C. Emig, 1979. Lingules d'Amboine, Lingula reevei Davidson et Lingula rostrum (Shaw), données écologiques et taxonomiques concernant les problèmes de spéciation et de répartition. Cah. Indo-pacif., 2: 153-164.
- Chuang, S. H., 1956. The ciliary feeding mechanisms of *Lingula unguis* (L.) Brachiopoda. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **127**: 167-189.
 - 1959a. The structure and function of the alimentary canal in *Lingula unguis* (L.) (Brachiopoda). *Proc. zool. Soc. Lond.*, **132**: 283-311.
 - 1959b. The breeding season of the Brachiopod Lingula unguis (L.). Biol. Bull., 117: 202-207.
 - 1961a. Growth of the postlarval shell in *Lingula unguis* (L.) (Brachiopoda). *Proc. zool. Soc. Lond.*, **137** (2): 299-310.
 - 1961b. Description of *Lingula parva* Smith (Brachiopoda) from the coast of tropical West Africa, *Atlantic Rep.*, **6**: 161-168.
 - 1962. Statistical study of variations in the shell of Lingula unguis (L.). Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren., 124: 199-215.
 - 1964. The circulation of coelomic fluid in *Lingula unguis*. Proc. zool. Soc. Lond., **143**: 221-237.
- COOPER, G. A., 1973. New Brachiopoda from Indian occan. Smithson. Contr. Paleobiol., 16: 1-43.
- Dall, W. H., 1873. A catalogue of the recent species of the class Brachiopoda. Proc. Acad. nat. Sci. Philad.: 177-204.
 - 1921. Annotated list of the recent Brachiopods in collection of U. S. natural Museum, with descriptions of thirty-three new forms. *Proc. U. S. natn. Mus.*, **57** (2314): 261-377.
- Davidson, T., 1852. Sketch of a classification of recent Brachiopoda; based upon the internal organization. Ann. Mag. nat. Hist., (2), 9: 361-377.
 - 1871. On recent Japanese Brachiopoda. Proc. zool. Soc. Lond., (1871): 300-312.
 - 1880. Report on the Brachiopoda dredged by HMS « Challenger » during the years 1873-1876. Rep. scient. Voyage of HMS « Challenger », 1 (1): 1-67.
 - 1886-1888. A monograph of recent Braehiopoda. Trans. linn. Soc. Lond., (2), 4 (1): 1-73; 4 (2): 75-182; 4 (3): 183-248.
- Dillwyn, L. N., 1817. Descriptive catalogue of recent shells, 1: 285-398.
- Dörjes, J., 1978. Sedimentology and faunistics of tidal flats in Taiwan. 2. Faunistics and ichnocoenotic studies. Senckenbergiana marit., 10 (1-3): 85-115.
- Emig, C. C., 1976. Le lophophore structure significative des Lophophorates (Brachiopoda, Bryozoa, Phoronida). Zool. Scripta, 5: 133-137.
 - 1977a. Lingula murphiana Reeve (Brachiopoda), récoltée à Madagascar. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., no 446, Zool. 309 : 401-410.
 - 1977b. Lingula anatina Lamarck, wärhend der Expedition « Meteor » 26 (1972) gefunden (Brachiopoda). Senckenbergiana biol., 58 (1-2): 101-103.
 - 1977c. Réflexions sur la taxonomie des espèces *Lingula* (Brachiopodes, Inarticulés). C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, **285** : 523-525.
 - 1977d. Un nouvel embranchement : les Lophophorates. Bull. Soc. zool. Fr., 102 (4) : 341-344.
 - 1978. A redescription of the Inarticulate Brachiopod *Lingula reevei* Davidson. *Pacif. Sci.*, **32** (1): 31-34.

- 1979. Three Lingula of the Queensland coast. Mem. Qd Mus., 19 (3): 381-391.
- 1980. Quelques conditions écologiques défavorables entraînant la mort de Lingula reevei. 8º Réun. a. Sci. Terre, Marseille, 1980 : 139.
- 1981a. Observations sur l'écologie de *Lingula reevei* Davidson (Brachiopoda : Inarticulata). *J. exp. mar. Biol. Écol.*, **52** (1) : 47-61.
- 1981b. Implications de données récentes sur les Lingules actuelles dans les interprétations paléoécologiques. Lethaia, 14 (2): 151-156.
- 1982a. Terrier et position des Lingules (Brachiopodes, Inarticulés). Bull. Soc. zool. Fr., 107 (2): 185-194.
- 1982b. Description of Lingula translucida Dall (Brachiopoda: Inarticulata). Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam, 8 (11): 81-85.
- EMIG, C. C., J. C. GALL, D. PAJAUD, et J. C. PLAZIAT, 1978. Réflexions critiques sur l'écologie et la systématique des Lingules actuelles et fossiles. Géobios, 11 (5): 573-609.
- EMIG, C. C., et L. HAMMOND, 1981. On the status of Lingula tumidula Reeve, L. adamsi Dall, and L. shantungensis Hatai (Brachiopoda, Inarticulata). Bull. mar. Sci., 31 (1): 37-45.
- Emig, C. C., et P. Le Lœuff, 1976. Description de *Lingula parva* Smith (Brachiopoda, Inarticulata), récoltée en Côte d'Ivoire, avec quelques remarques sur l'écologie de l'espèce. *Téthys*, 8 (3) : 271-274.
- François, P., 1891. Choses de Nouméa. II. Observations biologiques sur la Lingule. Archs Zool. exp. gén., 2 (9): 229-245.
- Frith, D. W., R. Tantanasiriwong, O. Bhatia, 1976. Zonation of macrofauna on a mangrove shore, Phuket island. *Phuket mar. biol. Center*, **10**: 1-37.
- GILMOUR, T. 11. J., 1978. Ciliation and function of the food-collecting and wasterejecting organs of lophophorates. Can. J. Zool., 56 (10): 2142-2155.
- GLIMCHER, M. J., et S. M. Krane, 1968. Organisation and structure of bone. In: Treatise on Collagen. (Ed. B. S. Gould), 2B: 137-251.
- Gomez, M., 1975. Premières données sur la faune benthique de la lagune Ebrié. D.E.A. Univ. Abidjan. 36 p.
- Grassé, P.-P., 1960. Traité de zoologie : Classe des Brachiopodes, 5 : 1380-1499.
- Gustus, R. M., et R. A. Cloney, 1972. Ultrastructure similarities between setae of brachiopods and polychaetes. *Acta Zool.*, **53**: 229-233.
- Hammen, C. S., D. P. Hanlon, et S. C. Lum, 1962. Oxydative metabolism of Lingula. Comp. Biochem. Physiol., 5: 185-191.
- HAMMEN, C. S., et S. C. Lum, 1977. Salinity tolerance and pedicle regeneration of Lingula. J. Paleontol., 51 (3): 548-551.
- HAMMOND, L. S., et R. A. KENCHINGTON, 1978. A biometric case for revision of the genus Lingula (Brachiopoda: Inarticulata) from Queensland, Australia. J. Zool. Lond., 184: 53-62.
- Hancock, A., 1858. On the organization of Brachiopoda. Phil. Trans. R. Soc., 148: 791-869.
- HATAI, K., 1937. On some recent Brachiopods from Eastern Shantung, China. Bull. biogeogr. Soc. Japan, 7 (13): 317-324.
 - 1940. The Cenozoic Brachiopoda of Japan. Sci. Rep. Tohoku Univ., ser. 2, Geol., 20: 1-413.
- HAYASAKA, I., 1931. Brachiopods of Mutu Bay. Venus, 111 (1): 1-9.
 - 1938. Brachiopoden in der Onagawa-Bueht am Südende des Kitakami-Gebirges nordöstlich von Sendai, Nord-Japan. Sci. Rep. Tohoku Univ., ser. 4, 13 (1): 1-7.
- Helmcke, J. G., 1939. Brachiopoda. Handbuch der Zoologie. Ed. W. Kükenthal et T. Krumbach, 3 (2): 139-262.

- Ishikawa, H., 1976. Comparative studies on the thermal stability of animal ribosomal RNA'S-V. Tentaculata (Phoronids, Moss-Animals and Lamp-shells). Comp. Biochem. Physiol., 57 B: 9-14.
- Jackson, J., 1952. A revision of some South African Brachiopoda, with descriptions of new species. Ann. S. Afr. Mus., 41 (1): 1-40.
- Jackson, W. J., et G. Stiasny, 1937. The Brachiopoda of the Siboga Expedition. Siboga Exped., 125 (27): 1-20.
- JOHNSTON, T. H., et O. S. HIRSCHFELD, 1920. The Lingulidae of the Queensland coast. *Proc. R. Soc. Od.*, 31: 46-82.
- JOPE, H. M., 1965. Composition of Brachiopod Shell. Treatise on Invertebrate Paleontology. 1 (H. Brachiopoda): 156-164.
 - 1969. The protein of Brachiopod shell. III and IV. Comparison with structural protein of soft tissuc. Comp. Biochem. Physiol., 30: 209-224.
 - 1973. The protein of brachiopod shell. V. N-Terminal end groups. Comp. Biochem. Physiol., **45** B: 17-24.
- Josn, J. G., et B. Sullivan, 1973. Isolation and preliminary characterization of hemerythrin from Lingula unguis. Comp. Biochem. Physiol., 44B: 857-867.
- Kelly, P. G., F. G. E. Oliver, et F. G. E. Pautard, 1965. The shell of *Lingula unguis*. In: Proceedings of the Second European Symposium on Calcified Tissues: 337-345.
- KENCHINGTON, R. A., et L. S. HAMMOND, 1978. Population structure, growth and distribution of Lingula anatina (Brachiopoda) in Queensland, Australia. J. Zool., Lond, 184: 63-81.
- Kirtisinghe, P., 1952. Giant nerve cells in Lingula. Nature, 170 (4318): 206.
- Kume, M., 1956. The spawning of Lingula. Nat. Sci. Rep. Ochanomizu Univ., 6: 215-223.
- LAMARCK, J.-B. P. A. DE M. DE, 1801. Système des Animaux sans vertèbres. P. 1-432.
- Lamy, E., et M. André, 1941. Notes sur les espèces lamarckiennes de Brachiopodes vivants. J. Conchyl., 84 (2/3): 183-196.
- Leloup, E., 1933. Brachiopodes. Rés. Sci. Voy. Indes Or. Neerl., 2 (13): 7-13.
- Leroy, P., 1936. « Lingula anatina » Lamarck (1809) dans les mers froides de Chine. Soc. Sci. Nancy, 5 : 121-124.
- Linné, C., 1758. Systema Naturae. 1: 1-823.
- Longiurst, A. R., 1957. The food of the demersal fish of a West African estuary. J. Anim. Ecol., 28 (2): 369-387.
 - 1958. An ecological survey of the West African henthos. Fishery Publ., London, 11: 1-102.
- Mac Kay, S., et R. A. Hewitt, 1978. Ultrastructural Studies on the brachiopod pedicle. *Lethaia*, 11: 331-339.
- Manwell, C., 1960. Oxygen equilibrium of the brachiopod *Lingula* hemerythrin. *Science*, **132**: 550-551.
- Morse, E. S., 1902. Observations on living Brachiopoda. Mem. Boston Soc. nat. Hist., 5 (8): 313-386.
- MOORE, R. C., 1965. Treatise on Invertehrate Paleontology. Vol. 1 et 2 (part. H. Brachiopoda): 1-927.
- Muir-Wood, H. M., 1959. Report on the Brachiopoda of the John Murray expedition. Scient. Rep. John Murray Exepd., 10 (6): 283-318.
- Orrhage, L., 1973. Light and electron miscroscope studies of some Brachiopod and Pogonophoran setae, with a discussion of the « annelid seta » as a phylogenetic-systematic character. Z. Morph. Tiese, 74: 253-270.

- Paine, R. T., 1970. The sediment occupied by recent linguid brachiopods and some paleoecological implications. *Palaeogeogr. Paleoecol.*, 7: 21-31.
- Pilsbry, H. A., 1895. Catalogue of the Marine Mollusks of Japan. 196 p.
- Plaziat, J. C., D. Pajaud, C. Emig, et J.-C. Gall, 1978. Environnement et distribution bathymétrique des Lingules. Conséquences dans les interprétations paléogéographiques. *Bull. Soc. géol. Fr.*, **20** (3): 309-314.
- Pross, A., 1980. Investigations on the body-regionation of *Lingula anatina* (Brachiopoda). Archimeric regionation on Brachiopods. *Zool. Jb. Anat.*, **103**: 250-263.
- RAMAMOORTHI, K., K. VENKATARAMANUJAM, et B. SRIKRISHNADHAS, 1973. Mass mortality of Lingula anatina (Lam.) (Brachiopoda) in Porto-Novo waters. S. India Current Sci., 42 (8): 285-286.
- Reeve, L., 1841a. Conch. Syst., 5 (1).
 - 1841b. On Lingula, a genus of the Brachiopod Molluscs. Proc. zool. Soc. Lond., 9: 97-101.
 - 1859. Monograph of Lingula. Conch. Icon., 13.
- Rowell, A. J., 1964. *Lingula* Bruguière (1797) (Brachiopoda: Inarticulata): proposed designation of a type-species under the plenary powers. Z.N. (S), 1958. *Bull. zool. Nom.*, **21**: 222-224.
- Rudwick, M. J. S., 1970. Living and fossil Brachiopods. Ed. A. J. Cain, Hutchinson Univ. Lib., Londres. 199 p.
- Semper, C., 1862. Reisenbericht. Z. wiss. Zool., 11: 100-108.
- Sewell, R. B. S., 1912. Note on the development of the larva of *Lingula. Rec. Indian Mus.*, 7: 88-90.
- Shaw, 1798. Nat. Misc., 9, pl. 315.
- Smith, E. A., 1871. Shells from West Africa. Proc. zool. Soc. Lond.: 730.
- Sowerby, A. de C., 1930. Naturalist in Manchuria. 5: 70.
- Sowerby, G. B., 1846. Monograph on the genus Lingula. Thes. Conch., 1: 337-339.
- Storch, V., et U. Welsch, 1972. Uber Bau und Entstehung der Mantelrandstacheln von Lingula unguis L. (Brachiopoda). Z. wiss. Zool. Leipzig, 183: 181-189.
 - 1975. Recherches de microscopie électronique et enzymohistochimique sur la glande de l'intestin moyen (diverticule hépatique) du Brachiopode Lingula unguis L. (Brachiopoda). Zool. Jb., Anat. Ontog. Tiere, **94** (3): 441-452.
- Strathmann, R., 1973. Function of lateral cilia in suspension feeding of Lophophorates (Brachiopoda, Phoronida, Ectoprocta). *Mar. Biol.*, **23**: 129-136.
- Swainson, W., 1823. The characters of several undescribed shells. *Philadelphia Mag. Jl*, **62**: 401-403.
- Thayer, C. W., et H. M. Steele-Petrovic, 1975. Burrowing in the linguid brachiopod Glottidia pyramidata: its ecologic and paleoecologic significance. Lethaia, 8: 209-221.
- Westbroek, P., J. Yanagida and Y. Isa, 1980. Functional morphology of brachiopod and coral skeletal structures supporting ciliated epithelia. *Paleobiology*, 6 (3): 313-330.
- Williams, A., 1977. Differentiation and growth of the brachiopod mantle. Am. Zool., 17: 107-120.
- Williams, A., et J. M. Hurst, 1977. Brachiopod evolution. Patterns of Evolution. Ed. A. Hallum, Develop. Palaeontol. Stratigr. 5, Elsevier. P. 79-121.
- WILLIAMS, A., et S. MACKAY, 1979. Differentiation of the Brachiopod Periostracum. Palaeontology, 22 (4): 721-736.
- Wilkens, J. L., 1978. Adductor muscles of brachiopods: activation and contraction. Can. J. Zool., 56 (2): 315-323.

- Worcester, W., 1969. On Lingula reevii. M.S. Thesis University of Hawaii, Honolulu. 49 p. Yatsu, N., 1902. On the development of Lingula anatina. J. Coll. Sci. imp. Univ. Tokyo, 17: 1-112.
- Yokoyama, M., 1927. Mollusca from the Upper Musashino of Western Shimosa and Southern Musashi. J. Fac. Sci. imp. Tokyo Univ., sec. 2, 1 (10): 439-457.